

Über die Reizantwort einzelner Zellen im Corpus
geniculatum mediale der Katze bei Untersuchung
mit Mikroelektroden

von

SIEGFRIED KALLERT

aus Lüben

1972 № 238

Aus dem I. Physiologischen Institut
der Universität Erlangen - Nürnberg
Direktor: Prof. Dr.med. W.D. Keidel

Über die Reizantwort einzelner Zellen im Corpus geniculatum
mediale der Katze bei Untersuchung mit Mikroelektroden.

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Medizinischen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen - Nürnberg

vorgelegt
von
Siegfried Kallert
aus
L ü b e n

Gedruckt mit Erlaubnis der Medizinischen Fakultät der
Universität Erlangen-Nürnberg



Dekan: Prof. Dr. med. G. Koch

Referent: Prof. Dr. med. W.D. Keidel

Tag der mündlichen Prüfung: 7. März 1972

Einleitung

Die Leistung des Gehörs ist faszinierend, wenn wir allein an die Tonhöhenunterschiedsschwelle von optimal 2‰ oder an die Intensitätsdiskrimination über einen Gesamtbereich von 120 dB denken. Doch Töne fester Frequenz und Intensität sind zwar die elementaren Bausteine der normalen akustischen Reize, kommen aber außerhalb des Labors isoliert praktisch nie vor. Vielmehr besteht die Hörwelt für uns Menschen und für alle hörenden Tiere aus sehr komplizierten Schallreizen, deren auffallendste Eigenschaft es ist, daß sie sich hinsichtlich der Frequenz und der Intensität durch schnelle zeitliche Änderung auszeichnen, wobei außerdem in der Regel mehrere Frequenzen gleichzeitig wirksam sind (Abb. 1).

Diese Zeitabhängigkeit der Hörwelt ist so charakteristisch, daß das Ohr geradezu als "Zeitsinn" gegenüber dem Auge als "Raumsinn" bezeichnet wird (38, 48, 51, 52). Tatsächlich ist es nicht möglich mit einem stationären, also zeitunabhängigen, Schallreiz Information zu übertragen, während stationäre optische Reize (z.B. Schrift) sehr wohl Information übertragen können.⁺ Zur Darstellung akustischer Reize benötigt man deshalb immer eine Zeitachse etwa wie in Abbildung 1.

⁺ Dies steht absolut nicht im Widerspruch zu dem Funktionsprinzip des Auges, das ja zur Wahrnehmung zeitunabhängiger Strukturen durch fortwährende Abtastbewegungen ein stationäres Bild auf der Netzhaut vermeidet. Vielmehr befähigt dieses Funktionsprinzip das Auge gerade zur Wahrnehmung stationärer Umweltstrukturen.

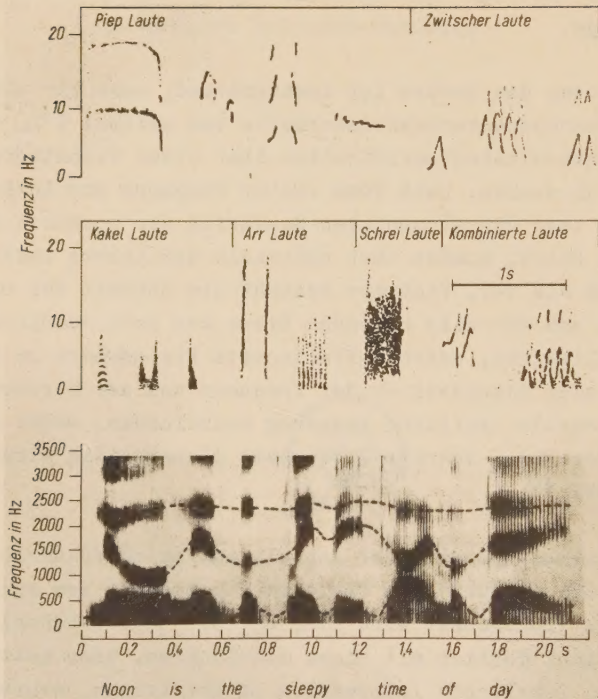


Abb. 1 oben: Schallspektrogramm einiger Totenkopffaffenlaute (Nach Winter 1968). Man sieht deutlich die gleichzeitige Kombination mehrerer Frequenzen und die Variation der Frequenz mit der Zeit.
unten: Schallspektrogramm für den Satz "noon is the sleepy time of day" mit idealisierten Kurven für die ersten drei Sprachformanten. (Nach Flanagan 1965)

Auch der charakteristische Klang von Musikinstrumenten beim Spielen einer Note hängt z.B. nicht nur von den beteiligten Obertönen, sondern auch vom typischen Beginn des Klangbildes, von der durch die Ein- und Ausschwingvorgänge bestimmten

Zeitabhängigkeit ab.⁺

Dennoch ist es sinnvoll für die funktionellen Untersuchungen des Gehörs im Labor zunächst möglichst elementare Schallreize zu benutzen. So werden z.B. für die Untersuchung einzelner Zellen der Hörbahn mit Mikroelektroden vor allem kurze Tonreize, kurze Rauschreize und Clicks (Knackgeräusche) verwandt.

Seit den ersten derartigen Experimenten (25) wurden mit diesen einfachen Reizelementen ausgezeichnete Erfolge erreicht. Man denke nur an den Nachweis der Tonotopie für alle Kerngebiete unterhalb des corpus geniculatum mediale (4, 32, 54, 73, 79, 89), an die hinsichtlich der Frequenz scharf abgestimmten Intensitätsschwellenkurven (Tuning-curves) der einzelnen Neurone bis zu den colliculi inferiores (20, 21, 24, 25, 33, 44, 45, 54, 55, 58, 62, 64, 81, 85, 87, 88), die zur Definition der charakteristischen oder Bestfrequenz für jedes Neuron führen, an die für zahlreiche Zellen untersuchte Intensitätsabhängigkeit der Entladungsdichte (=zeitliche Dichte der Aktionspotentiale) (14, 22, 25, 30, 31, 33, 34, 39, 40, 44, 45, 46, 54, 58, 62, 66, 73, 87, 89), man denke daran, wie die Innenohrlaufzeit des Reizes und das Schwingungsverhalten der Basilarmembran im Entladungsmuster

⁺ Registriert man eine Anzahl von Klavieranschlägen auf Tonband, zerschneidet anschließend das Band und kehrt jede Note so um, daß jeder einzelne Ton von hinten nach vorne abgespielt wird, wobei aber die ursprüngliche Reihenfolge der Töne nicht verändert wird, so bleibt die harmonische Struktur jedes Tones gleich. Alles was sich physikalisch verändert hat, ist der Beginn und das Ende jeder einzelnen Note. Die Qualität jedes Tones wird dadurch jedoch sehr verändert. Das Resultat klingt eher nach einer Flöte als nach einem Klavier. Ähnliche Experimente lassen sich mit langen Tönen auf einer Trompete und einer Violine darstellen. Wenn der Zeitablauf der einzelnen Note umgekehrt wird, läßt sich das eine vom anderen Instrument nur schwer unterscheiden, bei richtigem Zeitablauf sind sie natürlich grundsätzlich verschieden (92).

einzelner Fasern des nervus cochlearis nachgewiesen werden konnte (6, 29, 54, 61, 63). Auch die mit der Reizperiode verknüpfte Entladungsperiodik , die in allen Kernen unterhalb des corpus geniculatum mediale vorkommt (10, 26, 41, 49, 50, 52, 55, 56, 65, 66, 71, 72, 75, 77, 78, 81, 87) und die Entladungsperiodik einzelner Neurone, die die bis zu hundertfach untersetzte Reizperiode wiedergibt (15, 43, 49, 50, 52), müssen hier erwähnt werden ebenso wie die intrazellulären Ableitungen, die den Zusammenhang zwischen Membranpolarisation und Entladungsdichte sowie verschiedene Hemmungsgrade wiedergeben (18, 28, 86).

Besonders eindrucksvoll sind die Ergebnisse von Mikroelektrodenuntersuchungen zum Richtungshören (8, 10, 11, 26, 27, 36, 37, 57, 74, 80, 84). Dazu werden die genannten Elementarreize binaural mit Zeit- oder Intensitätsdifferenz angeboten . Dabei zeigt sich eine starke Abhängigkeit der Entladungsdichte von der Zeit- bzw. Intensitätsdifferenz, die dann sehr gut mit den psychophysischen Messungen übereinstimmt, wenn man annimmt, daß 10% Änderung der Entladungsdichte zu entsprechenden Wahrnehmungsschwellen gehören.⁺ Mit zwei gleichzeitig monaural angebotenen Tonreizen konnte schließlich das Phänomen "Zweitonhemmung" nachgewiesen werden, das der lateralen Hemmung beim Auge entspricht (7, 40, 70, 82, 83).

Schon die Experimente zum Richtungshören und ebenso die für die Zweitonhemmung machten eine speziellere Anpassung des Reizes an die betrachtete Hörleistung erforderlich. Da die Neurone der Hörrinde und der corpora geniculata medialis auf die oben beschriebenen Elementarreize nur wenig reagieren,

⁺ Diese Annahme ist naheliegend, weil z.B. die Sukzessivintensitätsschwelle für alle Sinnessysteme etwa bei 10% liegt (47).

meistens nur mit geringen On- und Off-Antworten oder sogar überhaupt nicht (19, 21, 92, 93), war die Annahme nahelegend, daß die Funktion dieser Hörbahnanteile mit dem anfangs beschriebenen Zeitcharakter natürlicher Schallreize stärker zusammenhängt. Tatsächlich zeigen diese Neurone oft schon auf Flüstersprache oder Raschelgeräusche heftige Entladungen.

Es ist deshalb sinnvoll für Mikroelektrodenuntersuchungen des corpus geniculatum mediale zeitabhängige (= dynamische) Reize zu verwenden. Als besonders einfach bietet sich dafür die Frequenzmodulation während der Dauer des Einzelreizes an. Man erhält damit eine Art Elementarreiz für die bei natürlichen Lauten auffällige Zeitabhängigkeit der einzelnen Lautkomponenten. Auf derartige frequenzmodulierte Reize reagieren die meisten Neurone im corpus geniculatum mediale und in der Rinde auffallend intensiv und sehr präzise.

Ziel dieser Arbeit ist es, das Antwortverhalten einzelner Zellen im corpus geniculatum mediale der Katze auf verschiedene statische und dynamische Reize zu untersuchen und dabei charakteristische Besonderheiten des geniculatum mediale herauszustellen.

Methodik

Die Versuche wurden in einer gegen Schall und elektrische Wechselfelder abgeschirmten echoarmen Kammer an mit Nembutal (0,8 ml/kg i.p.) narkotisierten erwachsenen Katzen durchgeführt. Nach Eintritt der Narkose wurden die Tiere an der Zahnreihe des Oberkiefers in einem stereotaktischen Gerät befestigt (35). Dazu wird ein vorher in geeigneter Größe angefertigter Metalllöffel mit Paladur^R (schnellhärtender, kaltpolymerisierender Universalkunststoff auf Pulver - Flüssigkeitsbasis der Firma Kulzer Bad Homburg) gefüllt und etwa drei Minuten der narkotisierten Katze fest auf die obere Zahnreihe gedrückt. Nach weiteren zwei Minuten wird der Löffel an eine am Rahmen des stereotaktischen Gerätes befestigte Vorrichtung angeschraubt, die bezogen auf die drei senkrecht aufeinanderstehenden Raumachsen voneinander unabhängige Linear- und Drehbewegungen erlaubt, so daß der Kopf des Tieres innerhalb vernünftiger Grenzen in jede beliebige Stellung gebracht werden kann. Die Ausrichtung auf die übliche Stellung erfolgt mit einem am Rahmen des stereotaktischen Gerätes angebrachten Taster für die Orbitalränder, während mit einem nicht-flexiblen Endoskop die beiden Trommelfelle optisch auf die für die Ohrstifte festgelegte Achse ausgerichtet werden. Durch ein Trepanationsloch im Schädeldach werden bei eröffneter Dura mater mit KCl oder NaCl gefüllte Glasmikroelektroden (67, 88) (Spitzendurchmesser in der Größenordnung 1 μ) stereotaktisch in das corpus geniculatum mediale eingeführt (Abb. 2).

Als Reize dienten Clicks⁺, sowie kurze Rausch- oder Sinustonreize (100 ms bis 6 s lang), die zur Vermeidung von

⁺ Ein Click ist ein Knackgeräusch und wird durch einen kurzen elektrischen Rechteckimpuls von z.B. 100 μ s Dauer am Lautsprecher erzeugt. Je nach Polung beginnt die Lautsprechermembran und damit auch das Trommelfell entweder mit einer Einwärts- oder Auswärtsbewegung.

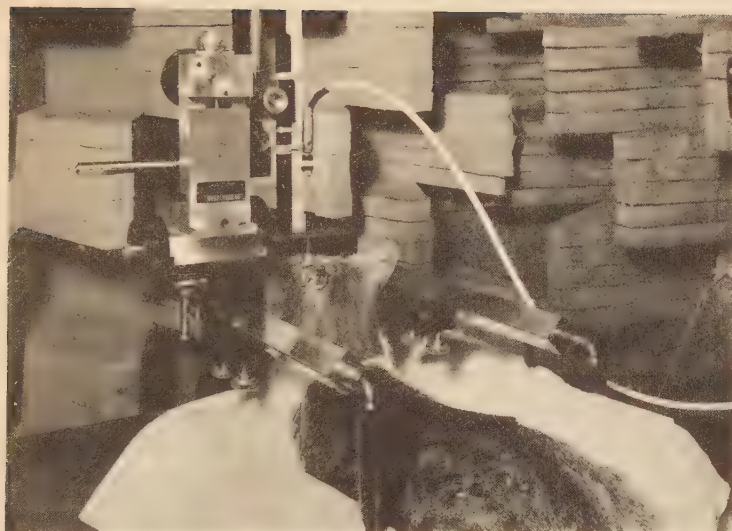


Abb. 2: Blick auf eine im stereotaktischen Gerät befestigte Katze mit eingeführter Mikroelektrode. Man sieht die Wandauskleidung der abgeschirmten echoarmen Kammer.

Knackgeräuschen am Anfang und Ende sich hinsichtlich der Intensität über einige Millisekunden ein- bzw. ausschleichen, so daß die Umhüllende nicht rechteckig ist, sondern Doppeltrapezform hat (solche Reize werden meist Rausch- bzw. Tonbursts genannt). Das Rauschen konnte als weißes Rauschen oder als Schmalbandrauschen unterschiedlicher Bandbreite ($\Delta\nu$ von 3 bis 600 Hz) von variabler Mittenfrequenz (ν_m von 100 bis 10 000 Hz) angeboten werden. Der Sinuston war von 100 bis 10 000 Hz veränderlich und sowohl Sinuston wie auch die Mittenfrequenz beim Schmalbandrauschen konnten auch während der Dauer des einzelnen Reizes frequenzmoduliert werden (FM-Reize). Es war darüberhinaus möglich mit einem Mischpult alle Reizformen (weißes Rauschen, gefiltertes Rauschen, Sinustöne und frequenzmodulierte

Töne) miteinander wahlweise zu kombinieren. Die Schallintensität konnte in Stufen von je 10 dB verändert werden. Die Reize wurden entweder über Ohrstifte den beiden Ohren getrennt zugeleitet oder die Katzen befanden sich im freien Schallfeld. Reizgestaltung und Auswertung erfolgte mit einem LINC-8 Rechner, der die Reizsteuerung über zusätzliche Digital-Analog-Wandler und damit gekoppelte Modulatoren durchführte. Alle dazu erforderlichen Programme wurden von Herrn Dr. FINKENZELLER erstellt.

Während des Versuches konnten Reiz und über die Mikroelektrode registrierte Antwort (= Aktionspotentiale) mit einem Zweistrahloszillographen (Tektronix 502 A) beobachtet werden. Ebenso konnte auf einem weiteren Zweistrahloszillographen gleichzeitig mit den Aktionspotentialen das Triggerniveau des Impulshöhendiskriminators und die Normimpulse für den LINC-8 fortwährend kontrolliert werden. Am Ende einer jeden Reizserie liefert der Rechner das Ergebnis über einen besonderen Bildschirm, so daß danach die weitere Reizgestaltung ausgewählt werden konnte. Abbildung 3 zeigt ein vereinfachtes Blockschaltbild der Versuchsanordnung.

Die Ergebnisse wurden als Reizfolgehistogramme, als Intervallhistogramme oder als Frequenzantwortkurven dargestellt.

Ein Reizfolgehistogramm stellt die zeitliche Häufigkeitsverteilung von Aktionspotentialen dar, die Abszisse gibt die Zeit nach Reizbeginn an (als Zeitnullpunkt kann natürlich auch ein definierter Zeitpunkt vor Reizbeginn gewählt werden, so daß auch die Entladungsdichte vor Reizbeginn deutlich wird). Die Ordinate gibt die Anzahl der registrierten Aktionspotentiale pro bin (= konstantes Zeitintervall, nämlich die durch Programm und Rechner bestimmte Zeitauflösung der Abszisse) und pro vorgegebener Reizzahl an. Bei den Reizfolgehistogrammen für frequenzmodulierte Reize gibt der Rechner für die einzelnen Abszissenwerte gleichzeitig den dem betreffenden Zeitpunkt gerade zugeordneten Frequenzwert an.

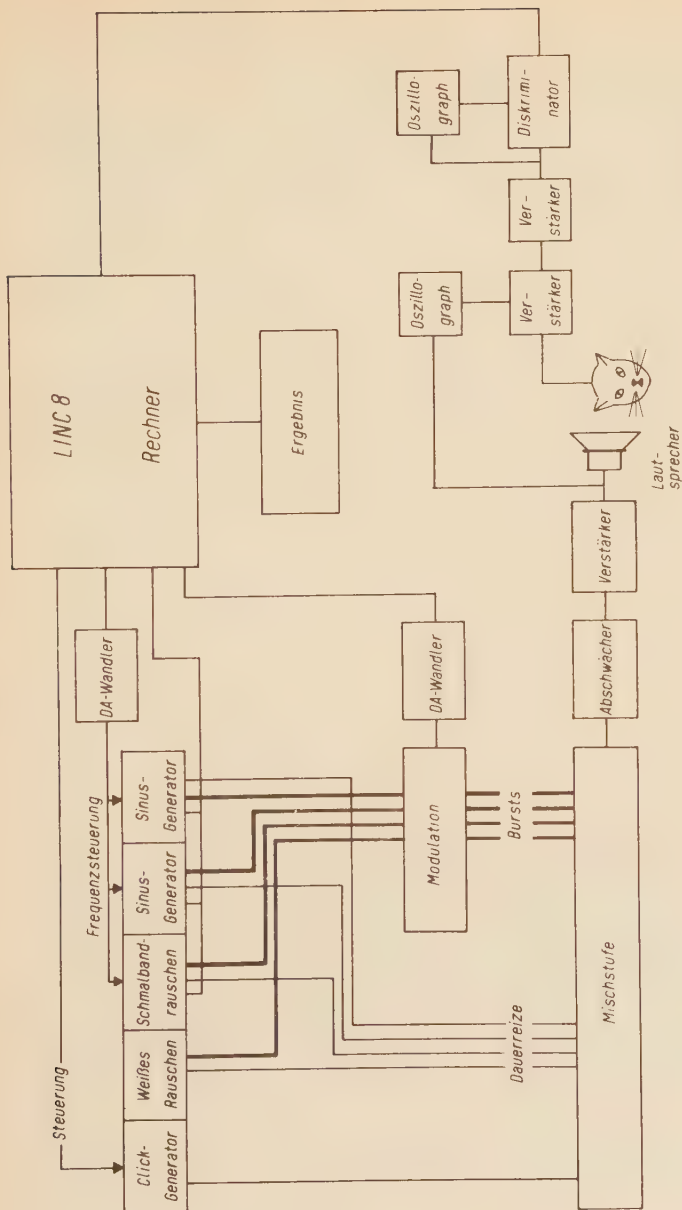


Abb. 3: Vereinfachtes Blockschalbild der Reiz- und Registrier-einrichtung

Ein Intervallhistogramm stellt die Häufigkeitsverteilung der durch den zeitlichen Abstand je zwei aufeinanderfolgender Aktionspotentiale bestimmten Zeitintervalle dar. In der Abszisse sind also die Intervalllängen in Zeiteinheiten aufgetragen, die Ordinate gibt die Anzahl von registrierten solchen Zeitintervallen pro Gesamtanalysezeit und pro bin an.

Eine Frequenzantwortkurve gibt die Entladungshäufigkeit als Funktion der Reizfrequenz bei konstanter Reizintensität wieder. Zur Gewinnung solcher Frequenzantwortkurven wurden Tonbursts verschiedener Frequenz (diskrete Frequenzschritte vorgebbarer Schrittweite) aber gleicher Intensität benutzt, der Frequenzbereich war in den Grenzen von 100 bis 10 000 Hz frei wählbar. Im allgemeinen wurden die Frequenzantwortkurven gleich für verschiedene Zeitabschnitte relativ zum Einzelreiz ermittelt, nämlich für einen Zeitabschnitt vor Reizbeginn (= Vorlauf) von meistens 100 ms, für die ersten 50 ms der Reizdauer (= On-Abschnitt), für die restliche Dauer des Reizes (= Dauerabschnitt, meistens 300 ms), für die ersten 50 ms nach Reizende (= Off-Abschnitt) und für einen Zeitabschnitt nach Reizende (= Nach-Abschnitt, meistens 500 ms), so daß die wiedergegebenen Frequenzantwortkurven in der Regel aus mehreren Teilbildchen für diese Abschnitte bestehen. Auf der Abszisse ist dabei für jeden solchen Zeitabschnitt die Reizfrequenz (= Tonhöhe) aufgetragen, auf der Ordinate die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeitabschnitt und vorgegebener Reizzahl. Es ist aber auch möglich nur einzelne Teilbilder oder z.B. drei Teilbilder (etwa On - Dauer - Off) vom Rechner ausgehen zu lassen und damit Einzelheiten dieser Zeitabschnitte deutlicher darzustellen. Die Größe der einzelnen Zeitabschnitte war frei wählbar, und hier sind nur die am häufigsten verwandten Werte genannt. Im allgemeinen wurden 5 Reizserien zu je 64 Einzelreizen (Tonbursts verschiedener Frequenz) zur Bestimmung einer Frequenzantwortkurve verwandt. Die genauen Daten

sind in den Abbildungen angegeben.⁺

Alle diese Bilder, sowohl die Histogramme als auch die Frequenzantwortkurven sind so dargestellt, daß für jeden Abszissenwert der zugehörige Ordinatenwert als schwarze Säule eingetragen ist, so daß bei hinreichend engen Abszissenschritten schwarze Flächen resultieren. Die Bezeichnung Kurve bezieht sich auf die obere Begrenzung dieser Flächen.

Weitere Einzelheiten zur Ergebnisdarstellung sind erforderlichenfalls in den Abbildungslegenden angegeben.

⁺ Bei dieser Darstellung muß allerdings beachtet werden, daß ein On-Effekt mit einer Latenzzeit, die größer ist als das für den Kurvenaufbau gewählte Intervall von 50 ms (Abb. 6a), in das jeweilige "Dauer"-Teilbild eingeht. Wenn also die Frequenzantwortkurve unter "Dauer" gegenüber "Vorlauf" eine gesteigerte Entladungshäufigkeit zeigt, dann bedeutet das nicht notwendig Dauerentladung in dem Sinne von "während der ganzen Dauer des Reizes findet Entladung statt", schließt aber ein solches Antwortverhalten auch nicht aus. Das muß vielmehr mit Hilfe von Reizfolgehistogrammen im einzelnen geklärt werden.

Ergebnisse

Es wurden bei 23 Katzen 238 Neurone des corpus geniculatum mediale untersucht. Obwohl die zeitliche Entladungsdichte sowohl der Spontanaktivität als auch der Reizantworten ganz allgemein kleiner ist als die tieferer Hörbahnkerne, gibt es doch auch Zellen, deren zeitliches Entladungsmuster und Antwortverhalten dem tieferer Kerne recht gut entspricht.

Abbildung 4 zeigt einige Beispiele dafür. Das Reizfolgehistogramm der Zelle A 902 entspricht im Aufbau genau der für die Fasern des n. cochlearis üblichen Form. Nach kurzer Latenzzeit (die im corp. gen. med. durch die Synapsenzeiten natürlich etwas länger ist als im n. cochlearis) zunächst überschießende Entladung (initialer overshoot), dann Abfall der Entladungsdichte (Adaptation) zum Gleichgewichtswert (steady state), der während der ganzen Dauer des Reizes etwa konstant bleibt (Dauerentladung).

Teilbild b zeigt ein Reizfolgehistogramm für Reizung mit Clicks, das ebenfalls schon für die Fasern des n. cochlearis mit Bestfrequenzen über 5000 Hz die gleiche Form hat.

Das in Teilbild c dargestellte Histogramm unterscheidet sich von Teilbild a nur dadurch, daß nach dem anfänglichen Überschießen der Entladung ein Zeitintervall völliger Ruhe (silent period) folgt, ehe die Dauerentladung einsetzt. Solche Entladungsmuster kommen zwar im n. cochlearis noch nicht vor, sind aber vom nucleus cochlearis aufwärts vorhanden.

Das gleiche gilt für das in Teilbild d gezeigte Entladungsmuster, bei dem der initiale overshoot fehlt, und für das in Teilbild e gezeigte Muster, dessen zugehöriges Intervallhistogramm (Teilbild f) eine der Reizperiode zugeordnete Entladungsperiodik deutlich macht.

Auch die in Teilbild g beschriebene neuronale Antwort, bei der die Spontanaktivität während der Dauer des Reizes unterdrückt wird und der in Teilbild h gezeigte On-Effekt (nur zu Beginn des Reizes Entladung) sind ebenfalls für tiefere Kerne schon nachgewiesen, kommen allerdings im n. cochlearis noch nicht vor.

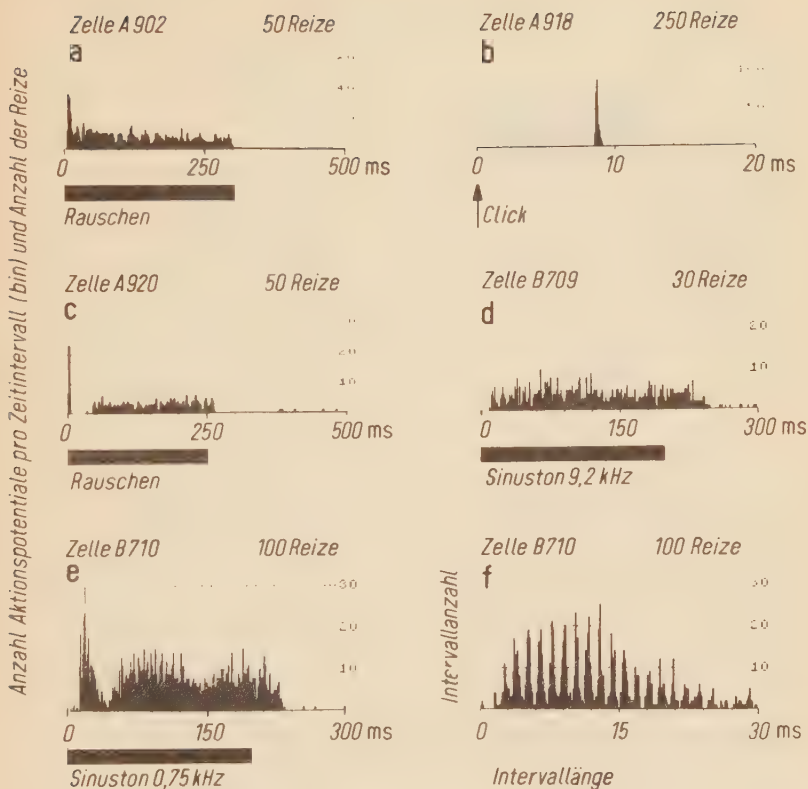


Abb. 4/I: Zusammenstellung (Teil I) neuronaler Entladungsmuster aus dem corp. gen. med., die ihrer Form nach auch in tieferen Kernen der Hörbahn vorkommen. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen. Die den einzelnen Histogrammen zugrunde liegende Anzahl der Reize ist jeweils angegeben.

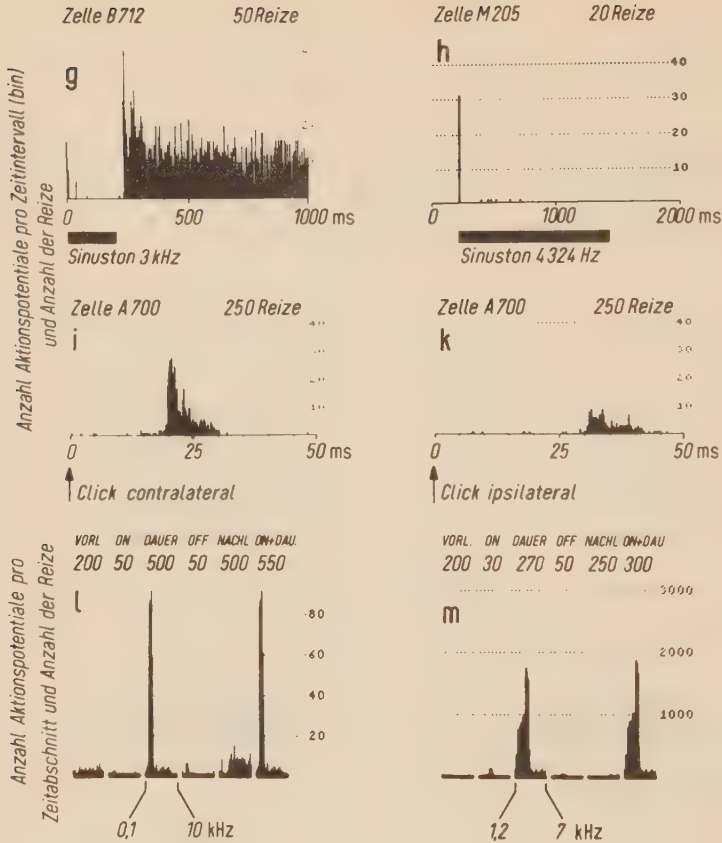


Abb. 4/II: Zusammenstellung (Teil II) neuronaler Entladungsmuster aus dem corp. gen. med., die ihrer Form nach auch in tieferen Kernen der Hörbahn vorkommen (Teilbilder g bis k). Die Reize sind zeitgerecht eingetragen. Die den einzelnen Histogrammen zugrunde liegende Anzahl der Reize ist jeweils angegeben.

Teilbild l: Frequenzantwortkurve der Zelle D 313 aus dem corp. gen. med. (3 Reizserien, Einzelreizdauer 500 ms).

Teilbild m: Frequenzantwortkurve einer Faser des n. cochlearis (15 Reizserien, Einzelreizdauer 270 ms)

Und natürlich sind Latenzzeitunterschiede (Teilbild i und k) für relativ zur Ableiteseite dem ipsi- oder contralateralen Ohr angebotene Reize im Zusammenhang mit dem Richtungshören vom nucleus accessorius aufwärts gefunden. Schließlich ist in Teilbild l eine Frequenzantwortkurve gezeigt, wie sie der Form nach in allen Kernen unterhalb des corp. gen. med. aufgenommen werden könnte. Das besondere Kennzeichen ist, daß nur ein einziges definiertes und eindeutiges Maximum vorhanden ist, genauso wie die entsprechenden Intensitätsschwellenkurven nur ein eindeutiges Minimum haben (Tuning-curves).⁺ Da in der Literatur in der Regel Tuningkurven und nur selten Frequenzantwortkurven beschrieben sind, ist in Teilbild m die Frequenzantwortkurve einer Faser des n. cochlearis zum Vergleich wiedergegeben.

Besonders hervorgehoben werden muß, daß bei allen Histogrammen der Abbildung 4 die Latenzzeiten entweder so kurz sind, daß sie bei dem gewählten Zeitmaßstab der Abszisse nicht abgeschätzt werden können (z.B. Teilbild c oder h) oder als maximal 30 ms (Teilbild k) erkennbar werden. Auch die als "silent period" bezeichnete Hemmung (Teilbild c) beträgt hier höchstens 50 ms. Diese Latenz- und Hemmzeiten entsprechen ebenfalls denen der tieferen Hörbahnkerne. Die Übereinstimmung der in Abbildung 4 zusammengestellten Antwortmuster mit denen tieferer Kerne bezieht sich also nicht nur qualitativ auf die Form der Histogramme, sondern auch quantitativ

⁺ Während die Frequenzantwortkurve bestimmt wird indem man Töne verschiedener Frequenz aber gleicher Intensität anwendet und für jede Reizfrequenz die Entladungshäufigkeit aufträgt, gewinnt man die Intensitätsschwellenkurve (Tuningkurve), indem man für jede Reizfrequenz die minimale Intensität zur Auslösung von Aktionspotentialen ermittelt. Die Frequenzantwortkurve gibt deshalb die Entladungsdichte als Funktion der Reizfrequenz bei vorgegebener Reizintensität wieder, die Intensitätsschwellenkurve stellt die Schwellenintensität als Funktion der Reizfrequenz dar. Die Maxima der Frequenzantwortkurven müssen nicht notwendig mit den Minima der Intensitätsschwellenkurven übereinstimmen.

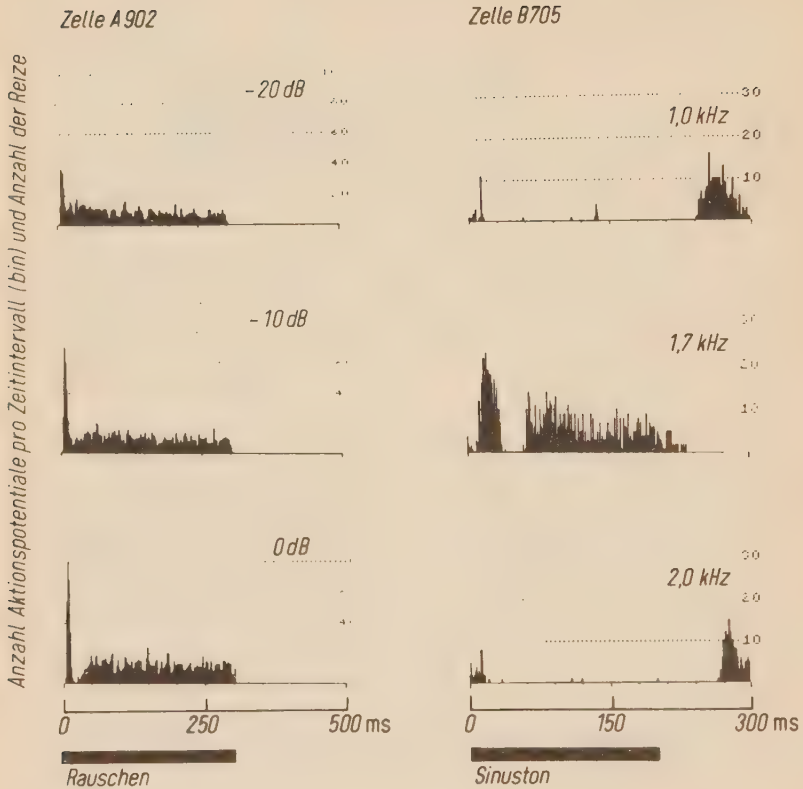


Abb. 5: Abhängigkeit des Entladungsmusters von der Reizintensität (Zelle A 902, links) und von der Reizfrequenz = Tonhöhe (Zelle B 705, rechts). Jedem Reizfolgehistogramm liegen 50 Reize zugrunde. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen, die variierten Parameter jeweils angegeben.

auf die charakteristischen Zeiten. Zu den Gemeinsamkeiten mit dem Verhalten der Zellen tieferer Kerne (jedoch nicht des n. cochlearis)⁺ gehört auch, daß die Entladungsmuster sich wesentlich mit der Reizintensität und vor allem der Reizfrequenz ändern können.

Abbildung 5 zeigt dazu zwei Beispiele. Im linken Teilbild ist gezeigt, wie die Antwort einer Zelle auf Rauschbursts mit steigender Reizintensität von dem Entladungsmuster ohne "silent period" übergeht in die Entladungsform mit ausgeprägter "silent period". Das rechte Teilbild zeigt, wie sich das Entladungsmuster einer Zelle in Abhängigkeit von der Reizfrequenz ändert; bei Sinustönen von 1,0 kHz ist während der Dauer des Reizes die Entladung total gehemmt, im direkten Anschluß an den Reiz erfolgt heftige Entladung; bei 1,7 kHz kehrt sich dieses Bild genau um, nämlich während der Dauer des Reizes Entladung, dagegen ist im Anschluß an den Reiz die Entladung total gehemmt; für Sinustöne von 2,0 kHz erscheint wieder das gleiche Muster wie für 1,0 kHz. Für die Frequenzantwortkurven ergeben sich dadurch sinngemäße Antwortbereiche, die von Hemmbereichen flankiert sind.

Diese den Zellantworten tieferer Kerne entsprechenden Entladungsmuster sind allerdings im corp. gen. med. selten, die weitaus meisten Neurone zeigen ein völlig anderes Verhalten.

⁺ Durch einen Tonreiz kommt es im n. cochlearis immer zu einer während der Dauer des Reizes mehr oder weniger deutlichen Entladungssteigerung derart, daß es eine und nur eine Reizfrequenz gibt, die zu maximaler Entladungssteigerung führt. Für Frequenzen, die von der ausgezeichneten Frequenz abweichen, fällt die Entladungsdichte monoton mit dem Frequenzabstand von der Bestfrequenz. Bietet man dagegen gleichzeitig zwei Töne an, so kann es zur sogenannten Zweitonhemmung führen, d.h. obwohl jeder Tonreiz einzeln die Entladung steigert, kann die Antwort auf einen Tonreiz während der gleichzeitigen Applikation des zweiten Tones beliebig stark unterdrückt werden (7, 40, 70, 82, 83).

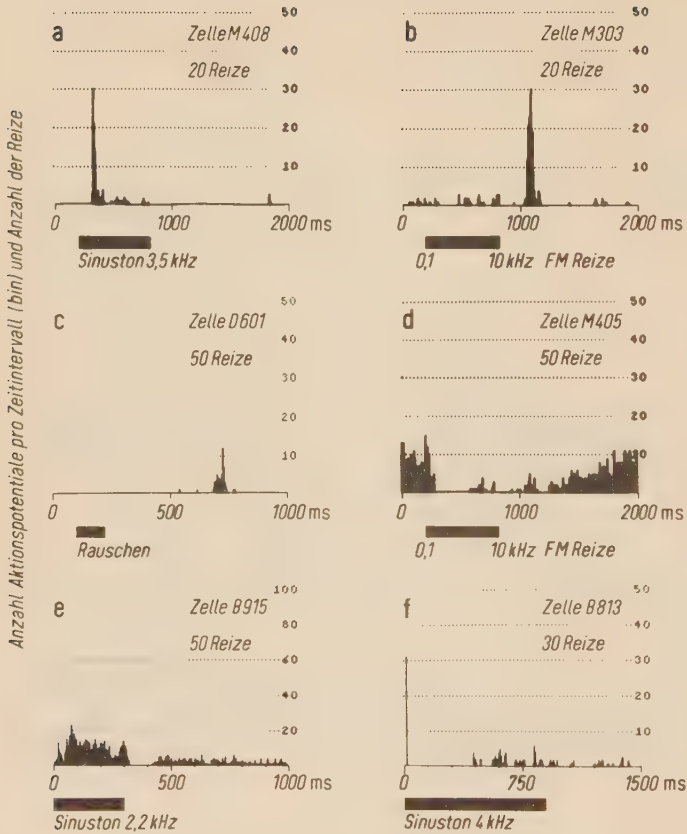


Abb. 6: Charakteristische Latenz- und Hemmzeiten im Antwortmuster von Zellen des corp. gen. med. (Man beachte den Zeitmaßstab der Abszisse verglichen mit Abb. 4). Die Reize sind zeitgerecht eingezeichnet, die den einzelnen Histogrammen zugrunde liegende Reizzahl ist jeweils angegeben.

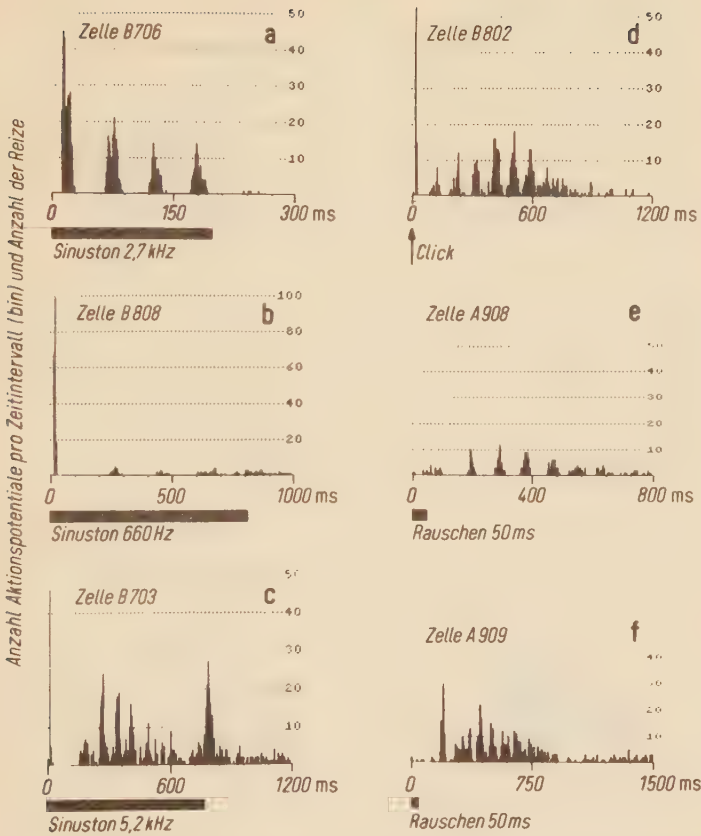


Abb. 7: Beispiele der für das corp. gen. med. charakteristischen Entladungsperiodik. Jedem Histogramm liegen 50 Reize zugrunde (Ausnahme d: 100 Reize)

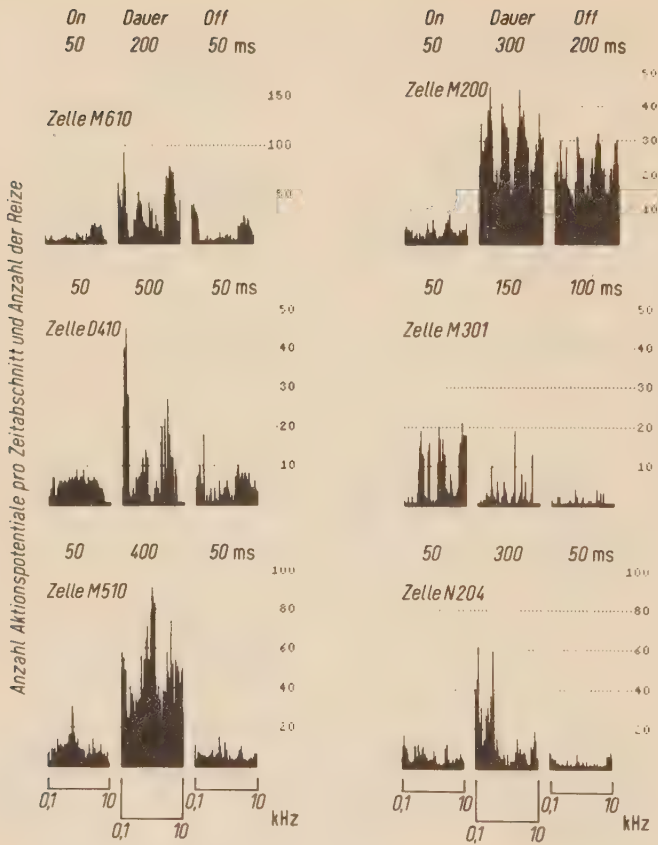


Abb. 8: Für das corp. gen. med. typische mehrgipflige Frequenzantwortkurven einzelner Zellen. Die Dauer der einzelnen Zeitabschnitte ist jeweils angegeben. Anzahl der Reizserien für die einzelnen Frequenzantwortkurven:
 10 für Zelle M 610
 5 für Zelle M 200, M 301 und N 204
 3 für Zelle M 510 und D 410

Bei Anwendung einfacher nicht-modulierter Reize fallen außer der schon erwähnten außerordentlich geringen Reaktion ungewöhnlich lange Latenzzeiten (bis zu 400ms) und drastisch verlängerte Hemmzeiten, sowohl als "silent period" (bis 500ms) als auch nach Reizende (bis zu 1s) auf. Außerdem konnte eine für das corp. gen. med. charakteristische Entladungsperiodik (Perioden von 70 - 200 ms) nachgewiesen werden, die während des Reizes aber auch im Anschluß an das Reizende vorkommen kann, und schließlich haben die Frequenzantwortkurven häufig mehrere Maxima.

In den Abbildungen 6 bis 8 sind einige typische Beispiele zusammengestellt. So zeigt Abbildung 6 in Histogrammdarstellung die verschiedenen Latenz- und Hemmzeiten, nämlich für Zelle M 408 On-Effekt Latenz von mehr als 100 ms; für Zelle M 303 eine Off-Effekt Latenz von mehr als 200 ms; für Zelle D 601 eine solche von etwa 500 ms; Teilbild d zeigt wie nach Ende des Reizes etwa 1 s vergeht, ehe die normale Entladungsdichte der Spontanaktivität wieder erreicht ist; Teilbild e zeigt Hemmung nach Reizende für etwa 100 ms und Teilbild f zeigt eine "silent period" von nahezu 500 ms.

In Abbildung 7 sind Beispiele für die Entladungsperiodik während des Reizes (Teilbilder a, b, c) und nach Reizende (Teilbilder d, e, f) wiedergegeben. Auch hier dauert der durch die Periodik ausgedrückte reizbedingte Erregungszustand bis zu mehr als 700 ms nach dem Reiz an. Die Periodenlängen betragen zwischen 60 ms (Zelle B 706) und 200 ms (Zelle B 808). Mehrgipflige Frequenzantwortkurven sind in Abbildung 8 dargestellt.

Das schon in Abbildung 5 (rechte Spalte) gezeigte komplementäre Entladungsverhalten wird noch allgemeiner erkennbar, wenn man die Frequenzantwortkurven der verschiedenen Zeitabschnitte relativ zum Reiz (Vorlauf-, On-, Dauer-, Off- und Nachlauf-Abschnitt)⁺ betrachtet.

⁺ s. Methodik S. 10

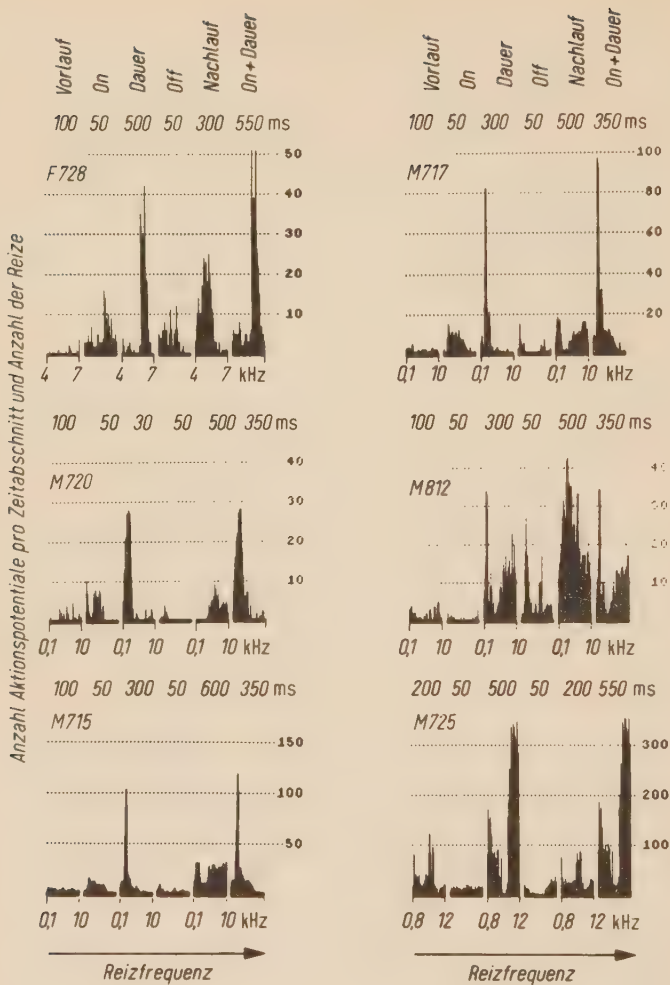


Abb. 9: Komplementäres Verhalten der Frequenzantwortkurven für die jeweils zusammengehörigen Zeitabschnitte Dauer und Nachlauf. Den Frequenzantwortkurven liegen je 5 Reizserien zugrunde.

Abbildung 9 zeigt die Frequenzantwortkurven von sechs verschiedenen Zellen, bei denen die Kurven für die Abschnitte "Dauer" und "Nachlauf" jeweils komplementär verlaufen. Im einzelnen sieht man:

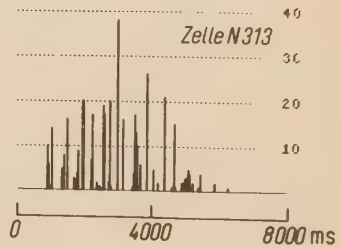
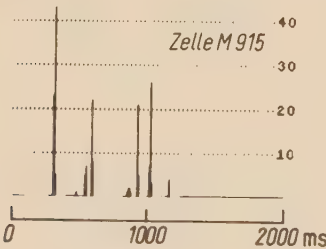
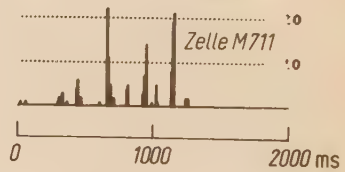
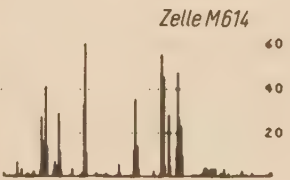
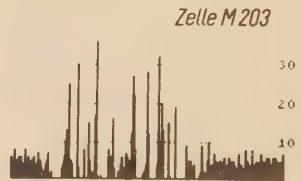
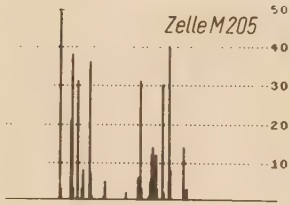
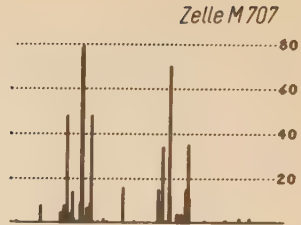
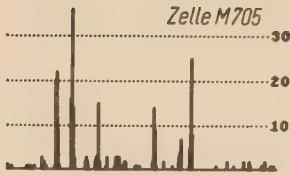
Zelle F 728 ist offenbar kaum spontanaktiv, denn der Abschnitt "Vorlauf" ist praktisch leer, der komplementäre Verlauf kommt also dadurch zustande, daß für solche Reizfrequenzen, für die es während der Reizdauer nicht zu Entladungen kommt, nach Reizende Entladungen auftreten und zwar viele erst nach Ablauf des Off-Abschnittes von 50 ms. Das gleiche gilt für Zelle M 720; im Gegensatz zu F 728 ist hier sogar der Off-Abschnitt leer, d.h. die gesamte Nachentladung beginnt erst nach Ablauf des Off-Abschnittes. Für die Frequenzen mit "Nach"-Entladung ist diese teilweise innerhalb von 550 ms nach Reizende noch nicht abgeschlossen und reicht damit sogar in den Abschnitt "Vorlauf" für den nächsten Reiz.

Zelle M 715 ist dagegen spontanaktiv, wie man aus dem frequenzunabhängigen gleichmäßigen Verhalten im Abschnitt "Vorlauf" erkennt. Da der Abschnitt "Nachlauf" sechsmal so lang ist wie der Abschnitt "Vorlauf" (600 ms gegenüber 100ms), ist auch die sechsfache Entladungshäufigkeit zu erwarten. Das stimmt gut und gleichmäßig bis auf den Frequenzbereich, der während der Dauer des Reizes zu maximaler Entladung führt. Für diese Frequenzen erfolgt offensichtlich nach Reizende Hemmung. Man kann außerdem erkennen, daß während der Reizdauer für die Frequenzen oberhalb des Maximums Hemmung erfolgt, denn da für diesen Abschnitt die Entladungen über 300 ms summiert werden, müßte die mittlere Entladungshäufigkeit den dreifachen Wert des Vorlaufs erreichen.

Genau das gleiche gilt für Zelle M 717.

Zelle M 812 ist auch spontanaktiv, wie wieder aus dem Abschnitt "Vorlauf" folgt. Die Frequenzantwortkurve im Abschnitt "Dauer" ist zweigipflig, wobei das Minimum offensichtlich nicht "keine Erregung", sondern Hemmung bedeutet, wie man wiederum aus dem Verhältnis zur Entladungshäufigkeit im

Anzahl Aktionspotentiale pro Zeitintervall (bin) und Anzahl der Reize



Vorlauf erkennt. Die Entladungen im Nachlauf lassen auf keinen Hemmbereich schließen, zeigen aber ein deutliches Maximum für die Frequenzen, die während der Dauer des Reizes hemmend wirken.

Die Zelle F 725 ist nicht spontanaktiv. Hier war der "Nachlauf" -Abschnitt zu kurz gewählt (200 ms), so daß die "Nach"-Entladung auch das Muster des Abschnittes "Vorlauf" bestimmt. Das komplementäre Verhalten ist aber auch hier deutlich.

Wenn dies auch geniculatum-spezifische Entladungsmuster sind, so bleibt auch hier gültig, daß die Entladungsrate verglichen mit der tieferer Kerne sehr klein ist. Die ungewöhnlichen Latenzzeiten und langen Nachwirkungen von erregendem oder auch hemmendem Charakter müssen zur Interferenz der Antworten auf zeitlich benachbarte Reize verschiedener Frequenz führen. Das wird besonders deutlich bei der Anwendung frequenzmodulierter Reize.

Abbildung 10 zeigt einige typische Reizfolgehistogramme, für die während der Dauer des Einzelreizes die Reizfrequenz in der im Bild angegebenen Weise verändert wurde. Man muß dabei beachten, daß jedem Histogramm 20 Reize gleicher Art zugrunde liegen. Ganz allgemein fällt die außerordentliche Präzision auf, mit der die Zellen beim Durchgang durch ganz definierte Frequenzbereiche antworten. In dieser Präzision

Abb. 10: Antwortmuster einzelner Zellen des corp. gen. med. auf frequenzmodulierte Reize. Jedem Histogramm liegen 20 Reize zugrunde. Das zeitgerecht eingezeichnete Reizsymbol soll die Frequenzänderungsrichtung, nämlich erst von 100 bis 10 000 Hz und dann wieder zurück von 10 000 bis 100 Hz andeuten.

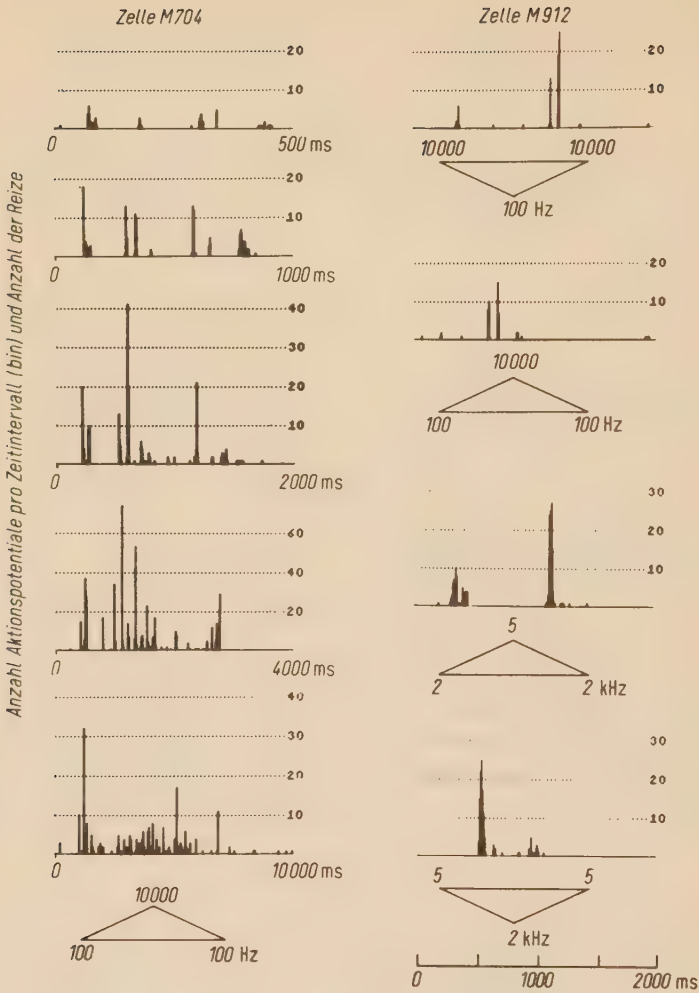


Abb. 11: Abhängigkeit des Entladungsmusters von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit (links) und von der Frequenzänderungsrichtung (rechts). Die Frequenzänderungsgeschwindigkeit ergibt sich aus dem jeweiligen Zeitmaßstab der Abszisse. Jedem Histogramm liegen 20 Reize zugrunde.

stimmen alle gezeigten Muster überein, aber jede Zelle hat ein eigenes Muster, reagiert also auf andere Frequenzdurchgänge. Die meisten Zellen sind nicht spontanaktiv, so daß zwischen diesen ausgezeichneten Erregungsbereichen die Entladungsdichte Null ist. Es gibt aber auch spontanaktive Zellen (z.B. Zelle M203, hier wird wieder Erregung und Hemmung deutlich; und schließlich zeigt die spontanaktive Zelle M 202 praktisch nur Hemmzonen beim Durchgang durch definierte Frequenzen.

Wenn diese Entladungsmuster durch die erwähnte Interferenz zeitlich benachbarter Reizzustände zustandekommen, dann ist es naheliegend, daß die Antwortmuster von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit und von der Frequenzänderungsrichtung abhängig sein müssen. Diese Abhängigkeit ist in Abbildung 11 dargestellt.

Die Untersuchung von Fasern des n. cochlearis (83) mit derartigen frequenzmodulierten Reizen liefert im Reizfolgehistogramm ein getreues Abbild der Frequenzantwortkurve. Dies gilt in der Regel auch für Zellen des nucleus cochlearis (59, 60) und häufig sogar für Zellen des colliculus inferior (69). Für Zellen des corp. gen. med. trifft dies jedoch nicht zu, wie schon aus der starken Abhängigkeit des Entladungsmusters von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit zwingend folgt.

In Abbildung 12 sind für einige Zellen die jeweils zueinander gehörigen Reizfolgehistogramme frequenzmodulierter Reize und die Frequenzantwortkurven für den gleichen Frequenzbereich zusammengestellt (100 - 10 000 Hz). In allen Fällen ist die Diskrepanz zwischen der kontrastreichen Entladungsform beim frequenzmodulierten Reiz gegenüber einer unwesentlich konturierten Frequenzantwortkurve deutlich.

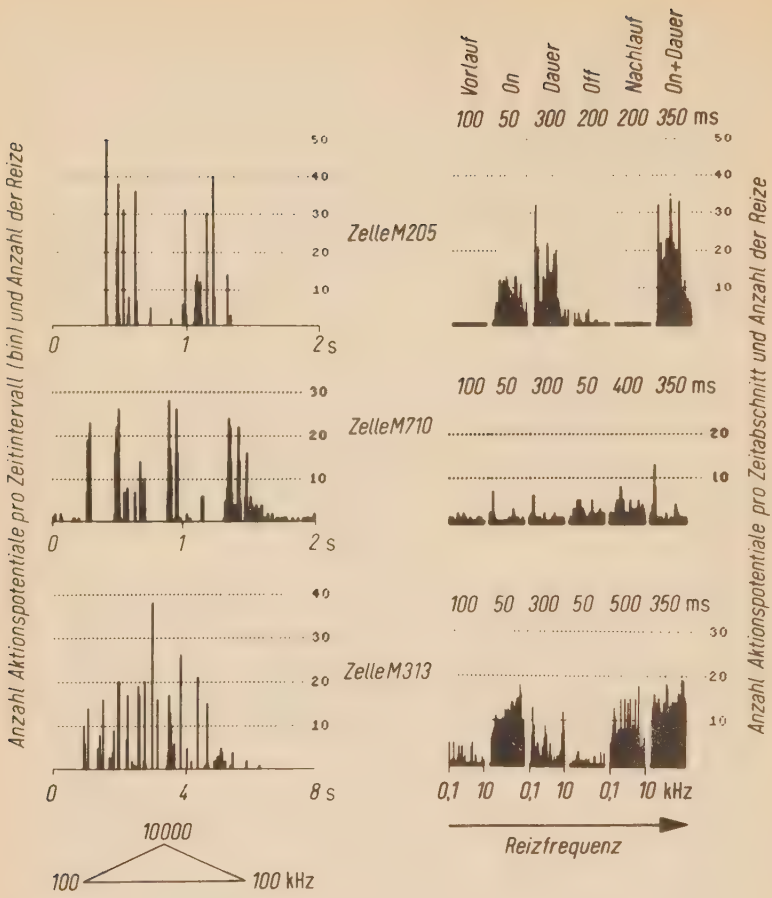


Abb. 12: links: Antwortmuster auf frequenzmodulierte Reize als Reizfolgehistogramm. Jedem Histogramm liegen 20 Reize zugrunde.
rechts: Zugehörige Frequenzantwortkurven für den gleichen Frequenzbereich.
Anzahl der Reizserien für die einzelnen Frequenzantwortkurven:
5 für Zelle M 205 und N 313
3 für Zelle M 710

Abbildung 13 zeigt den Einfluß von Frequenzkombinationen auf das Entladungsverhalten der Zellen, dargestellt an Hand von Frequenzantwortkurven. Die Frequenzkombination besteht dabei aus dem für die Bestimmung der Frequenzantwortkurve erforderlichen Testreiz und einem gleichzeitig angebotenen Zusatzreiz konstanter Frequenz (Sinuston oder Schmalbandrauschen). Ohne Zusatzton ist die Frequenzantwortkurve der Zelle F 705 eingipflig, mit Zusatzton (6 kHz)

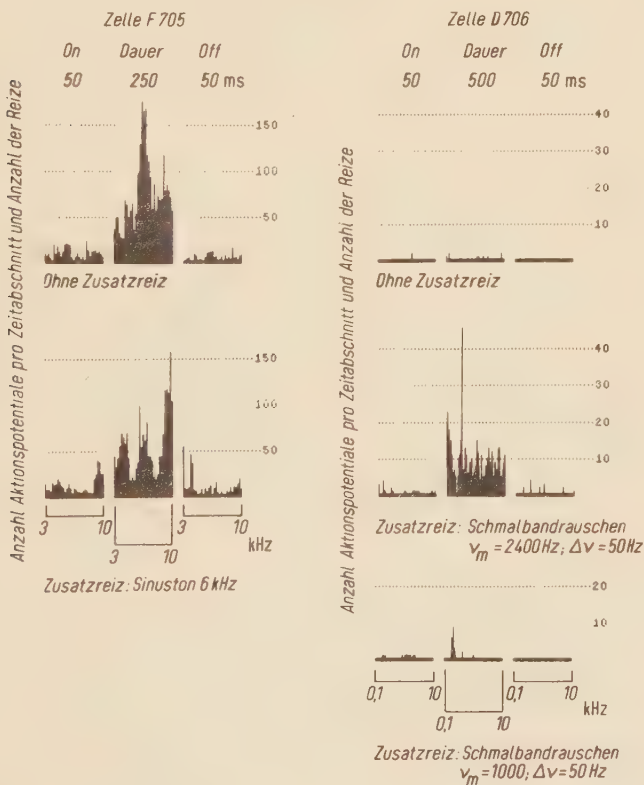


Abb. 13: Einfluß von Reizkombination (statische Reizkomponente) auf das Entladungsverhalten einzelner Zellen des corp. gen. med.
 F 705: je 10 Reizserien; D 706: je 1 Reizserie

wird sie dreigipflig. Die Frequenzantwortkurve der Zelle D 706 zeigt praktisch im gesamten Frequenzbereich (89 - 9679 Hz) keine Entladung, mit Zusatzreiz (Schmalbandrauschen $\Delta v = 50$ Hz, $v_m = 2400$ Hz) ergibt sich eine deutlich frequenzabhängige Entladung mit mehreren Gipfeln in der Frequenzantwortkurve. Bei einem Zusatzrauschen der Mittenfrequenz $v_m = 1000$ Hz nimmt die Frequenzantwortkurve eine ganz andere Form an und hat nur noch ein Maximum.

Für die Kombination eines frequenzmodulierten Reizes mit einem gleichzeitigen Zusatzton konnte eine besonders auffällige Erregungsabhängigkeit nachgewiesen werden (Abb.14).

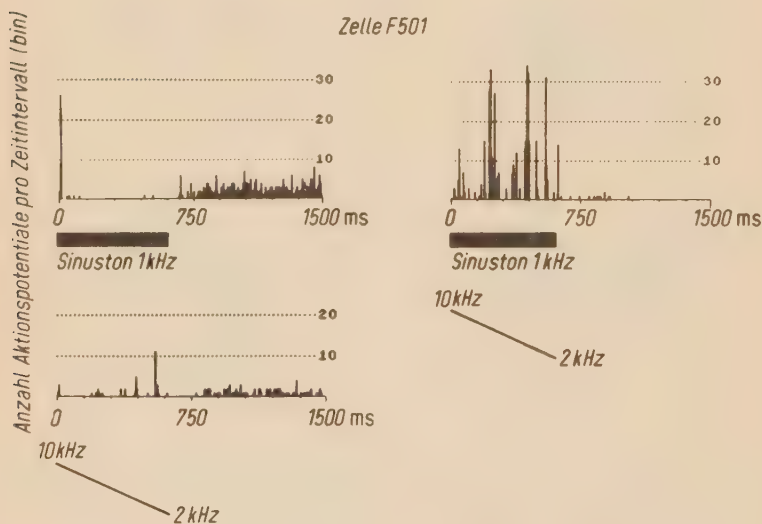


Abb. 14: Einfluß von Reizkombination (statische und dynamische Reizkomponente) auf das Entladungsverhalten einzelner Zellen des corpus geniculatum mediale. Jedem Histogramm liegen 50 Reize zugrunde.
links: Sinuston und FM - Reiz getrennt angeboten
rechts: Sinuston und FM - Reiz gleichzeitig angeboten.

Die Zelle F 501 zeigt im Reizfolgehistogramm bei Reizung mit Sinustönen von 1000 Hz folgendes Entladungsmuster: On-Effekt, dann Hemmung während der ganzen Dauer des Reizes, im Anschluß an den Reiz Nachentladung. Die Antwort auf frequenzmodulierte Reize (10 kHz - 2 kHz) ist sehr schwach, Kombination von Sinuston mit frequenzmoduliertem Reiz führt dagegen zu einem äußerst kontrastreichen Entladungsmuster im Reizfolgehistogramm, mit heftigen Entladungen beim Durchgang durch definierte Frequenzbereiche.

Diskussion

Die dargestellten Ergebnisse lassen sich nach der benutzten Reizform unterteilen in solche für statische Reize (Töne, Rauschen, Clicks), solche für dynamische Reize (frequenzmodulierte Reize = FM-Reize) und solche für zusammengesetzte Reize. Die Antworten auf statische Reize sind zum Teil schon in der Literatur beschrieben (1,2,3, 17, 24). Sie können wieder unterteilt werden in für das corp. gen. med. untypische, in dem Sinne, daß ähnliche oder gleiche Antwortmuster auch in tieferen Kernen vorkommen (Abb. 4), und in für das corp. gen. med. typische Antworten, die also von tieferen Kernen her nicht bekannt sind (Abb. 6 und 7).

Von den typischen Entladungsmustern auf statische Reize fallen zunächst vielleicht am stärksten die in Abb. 7 gezeigten Periodizitäten auf. Auch in tieferen Hörbahnanteilen gibt es zwar periodische Entladungsformen als Reizantwort, aber es handelt sich hier doch offensichtlich um etwas völlig anderes. Bei Reizung mit Clicks z.B. zeigen Einzelfasern des n. cochlearis mit Bestfrequenzen unter 4 kHz periodische Entladungen (54), wobei die Periode derjenigen der Faserbestfrequenz oder einem ganzen Vielfachen davon entspricht. Man kann sich diese Periodizität also

durch das Schwingungsverhalten der Basilarmembran erklären. Auch bei Reizung mit Sinustönen findet man in allen Kernen unterhalb des corp. gen. med. periodische Entladungsformen, deren Periode der Reizperiode oder einem ganzen Vielfachen der Reizperiode entspricht.⁺ Diese Periodizität ist dann ebenfalls durch das Schwingungsverhalten der Basilarmembran begründet.

Eine andere Entladungsperiodik ist offenbar nicht mit der Reizperiode verknüpft, sondern eher eine feste Eigenschaft der untersuchten Zelle; diese Form kommt sowohl als Reizantwort wie auch als Spontanaktivität vor (15, 43, 65).

Alle diese Periodizitäten haben Intervalllängen von 1 bis 30 ms und sind auf die Dauer des Reizes beschränkt, bzw. hören wenige Millisekunden nach Reizende auf, wenn sie nicht im Rahmen der Spontanaktivität - also ohne Reizeinwirkung - auftreten. Davon heben sich die in Abb. 7 gezeigten Antwortmuster deutlich ab, sowohl durch ihre ungewöhnliche Periodenlänge (60 bis 200 ms) als auch durch ihr Anhalten über das Reizende hinaus.

Die funktionelle Bedeutung und das Zustandekommen dieser Periodik sind allerdings noch unbekannt, obwohl man sich das Zustandekommen solcher Perioden nur durch Mitwirkung von Zwischenneuronen vorstellen kann (3). Diese Periodizität wurde bisher in keinem anderen Teil der Hörbahn gefunden, ist aber von anderen Bereichen des Thalamus bekannt und scheint Thalamus-spezifisch zu sein (1, 3). Es gibt Hinweise dafür, daß sie von der Narkosetiefe abhängt, doch fehlen noch geeignete Ergebnisse von wachen Katzen.

⁺ Literatur s. S. 4

Zu den Ergebnissen durch Anwendung statischer Reize gehören auch die in Abbildung 8 gezeigten mehrgipfligen Frequenzantwortkurven. Ganz allgemein⁺ sind die Frequenzantwortkurven (oder die wesentlich häufiger bestimmten Tuning-curves) unterhalb des corp. gen. med. eingipflig⁺⁺ und man diskutiert sogar eine zunehmende Versteilung bis zum colliculus inferior. Im corp. gen. med. kommen jedenfalls viel häufiger solche Frequenzantwortkurven vor, die keine charakteristische oder Bestfrequenz erkennen lassen und daneben solche mit mehreren ausgezeichneten Frequenzen. Dies legt den Schluß nahe, daß die Frequenzdiskrimination schon unterhalb des corp. gen. med. stattfindet, wie das ja auch den Ergebnissen der Verhaltensuntersuchungen nach Unterbrechung der brachia collic. inf. entspricht (16, 68). Für das Zustandekommen spezieller mehrgipfliger Kurven wurde von KEIDEL (49, 50, 15) eine interessante Hypothese aufgestellt, die einen möglichen Zusammenhang mit der Harmonie-Empfindung aufzeigt. Ganz allgemein könnten diese mehrgipfligen Kurven mit der Komponentenvielzahl der natürlichen Reize (Abb. 1) zusammenhängen. Die Frequenzantwortkurven von Zellen der Hörrinde gleichen übrigens denen des corp. gen. med. (42, 44).

Im Rahmen der für das corp. gen. med. typischen Antwortmuster auf statische Reize fällt weiter das Auftreten ungewöhnlich langer Latenz- und Hemmzeiten auf (Abb. 6). Über das Zustandekommen ist wiederum noch nichts bekannt, dagegen drängt sich eine Spekulation über die funktionelle Bedeutung dieses Zeitverhaltens auf.

Damit wird es nämlich möglich, daß sich die durch zwei zeitlich benachbarte Reize ausgelösten Erregungsänderungen gegenseitig noch beeinflussen können, selbst wenn ihr

⁺ Literatur s.S. 3

⁺⁺ Eine Tuningkurve mit zwei ausgezeichneten Frequenzen wurde allerdings im nucleus cochlearis der Ratte gefunden (61).

zeitlicher Abstand oder auch die Einzelreizdauer in der Größenordnung des physiologischen Moments⁺ liegt. Durch die starke Abhängigkeit dieser Zeitgrößen von einzelnen Reizparametern (Abb. 5 und 9) ist relativ zur zeitlichen Folge der Reize sowohl eine Vorwärts- als sogar auch eine Rückwärtsbeeinflussung der Erregung möglich. Das heißt, wenn z.B. die Latenzzeit für den ersten Reiz lang, für den folgenden zweiten Reiz dagegen kurz ist, so kann die zum zweiten Reiz gehörige Antwort schon erfolgen, bevor diejenige auf den ersten Reiz begonnen hat. Tatsächlich konnte eine solche gegenseitige Beeinflussung in Form der Vorwärts- und Rückwärtshemmung experimentell belegt werden (90) ⁺⁺.

Da sich wie in der Einleitung ausgeführt ist, alle natürlichen akustischen Reize durch ihre betonte Zeitabhängigkeit auszeichnen, derart, daß gerade in der zeitlichen Veränderung die Information liegt, ist es erforderlich, daß das Gehör zur Informationsaufnahme immer neben dem Momentanreiz dessen Vorgeschichte berücksichtigen muß. Wir können einen Satz nur verstehen, wenn wir mit Hilfe unseres Kurzzeitgedächtnisses am Ende des Satzes noch den Anfang kennen. Gleiches gilt natürlich auch für das Erkennen von Wörtern oder von Tierlauten. Gerade das könnte nach dem dargestellten Prinzip erfolgen.

⁺ Unter dem physiologischen Moment versteht man jenes Zeitintervall, innerhalb dessen der Mensch von zwei Reizen nicht sagen kann in welcher Reihenfolge sie angeboten wurden, vielmehr empfindet er Reize auch unterschiedlicher Modalität (z.B. Licht und Schall), deren zeitlicher Abstand nicht größer ist als sein physiologischer Moment, als gleichzeitig. Beim Menschen beträgt der physiologische Moment etwa 200 ms (53).

⁺⁺ Rückwärtshemmung wurde sogar schon im colliculus inferior, also für wesentlich kürzere Latenz- und Hemmzeiten (Größenordnung 50 ms) gefunden (90) und besagt, daß die auf einen Reiz zu erwartende Antwort durch einen zweiten zeitlich dem ersten nachfolgenden Reiz aufgehoben wird. Bei der Vorwärtshemmung wird dagegen die zum zweiten Reiz gehörige Antwort durch den ersten unterdrückt.

Dieses typische Zeitverhalten liefert deshalb die Verbindung zu den Ergebnissen für dynamische Reize. Auf der Grundlage der Vorwärts- und Rückwärtsinterferenz ließe sich nämlich das Zustandekommen der Antwortmuster auf frequenzmodulierte Reize (Abb. 10) einschließlich ihrer Abhängigkeit von Frequenzänderungsgeschwindigkeit und Frequenzänderungsrichtung erklären. Denn da die Vorwärts- und Rückwärtsinterferenz von Latenz- und Hemmzeiten abhängt, müssen sich Geschwindigkeit und Richtung der Frequenzänderung auswirken. Auch die Diskrepanz zwischen den scharf konturierten Antwortmustern auf frequenzmodulierte Reize und dem dagegen unauffälligen Verlauf der Frequenzantwortkurven für den gleichen Frequenzbereich (Abb. 11) ließen sich so erklären. Die Meßmethode der Frequenzantwortkurven schließt ja gerade Erregungsinterferenzen aus, indem der Zeitabschnitt "Nachlauf" hinreichend groß gewählt wird. Tut man das nicht, so wird die erhaltene Frequenzantwortkurve abhängig vom zeitlichen Abstand aufeinanderfolgender Reize.

Ebenso wie im corp. gen. med. sind auch die Antwortmuster von Zellen der Hörrinde auf FM-Reize im allgemeinen nicht aus den mit statischen Reizen gewonnenen Frequenzantwortkurven vorherzusagen (21; eigene unveröffentlichte Messungen), während bei den tieferen Kernen (59, 60, 83) das Reizfolgehistogramm auf FM-Reize meist das genaue Abbild der Frequenzantwortkurve mit einem einzigen Häufigkeitsgipfel wiedergibt, abgesehen von schon im nucl. cochlearis manchmal und im colliculus inferior bereits häufiger auftretenden Unsymmetrien.

Der naheliegende Schluß, daß diese auf FM-Reize heftige und präzise Entladungsform im corp. gen. med. und in der Hörrinde mit der Erkennung von der in den natürlichen Reizen vorkommenden schnellen Frequenzänderung zusammenhängt, findet wieder seine Bestätigung in den Ergebnissen von Abtragungsversuchen.

Während nämlich nach Ausschaltung der Hörrinde und der corpora geniculata medialis das Frequenz- und Intensitätsdiskriminationsvermögen erhalten bleibt, geht das Diskriminationsvermögen für zeitliche Reizänderung völlig verloren (12, 16, 68).

Das in Abbildung 13 und 14 gezeigte Antwortverhalten macht deutlich, daß sich bei Kombination von verschiedenen Reizen die Antwort nicht als einfache Summe ergibt, sondern daß es zu kombinationsspezifischen Entladungsmustern kommt. Dieses Verhalten entspricht wieder dem typischen Aufbau natürlicher Reize aus mehreren gleichzeitig wirksamen Teiltönen.

Allem Anschein nach lassen sich also die Antwortmuster einzelner Zellen im corpus geniculatum mediale der Katze als ein elektrophysiologisches Korrelat für die Erkennung natürlicher Reize ansehen. Dabei muß allerdings beachtet werden, daß der Einfluß der Narkose in diesem zentralen Gehirnteil eventuell sehr groß ist, so daß Untersuchungen an wachen Katzen mit implantierten Mikroelektroden vielleicht weiterführen werden. Aber selbst wenn sich dann deutlichere Zusammenhänge zwischen Reiz und Erregung zeigen ließen, ist damit sicher nur ein kleiner Teil der funktionellen Leistung des corpus geniculatum mediale erfaßt, denn es liegen schon Befunde vor, nach denen für alle Sinnesmodalitäten verantwortliche Zellen im corpus geniculatum mediale vorhanden sind (91).

Zusammenfassung

Die Antwort einzelner Zellen im corp. gen. med. von mit Nembutal narkotisierten Katzen auf akustische Reize wurde mit Mikroelektrodenteknik untersucht und in Form von Reizfolgehistogrammen, Intervallhistogrammen und Frequenzantwortkurven dargestellt. Als Reize dienten Tonbursts, Rauschbursts, Clicks, frequenzmodulierte Reize und aus zwei derartigen Komponenten zusammengesetzte Reize.

Neben den Entladungsmustern, die schon von tieferen Kernen her bekannt sind, wurden solche beschrieben, die für das corp. gen. med. und die Hörrinde charakteristisch sind. Eine besondere Form periodischer Entladungen mit auffallend langen Perioden kommt im Rahmen der Hörbahn anscheinend nur im corp. gen. med. vor.

Besonders hervorzuheben sind:

1. ungewöhnlich lange Latenz- und Hemmzeiten sowie langanhaltende Nachentladungen, die von einzelnen Reizparametern abhängig sind,
2. mehrgipflige Frequenzantwortkurven,
3. außerordentlich präzise und scharf konturierte Entladungsmuster als Antwort auf frequenzmodulierte Reize, obwohl die Frequenzantwortkurven dieser Zellen für den gleichen Frequenzbereich keine derartige Frequenzabhängigkeit zeigen und obwohl die Antwort dieser Zellen auf statische Reize nur sehr schwach ist,
4. deutliche Abhängigkeit dieser Entladungsmuster von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit und von der Frequenzänderungsrichtung,
6. eine Abhängigkeit der Erregung von der Reizkombination bei zusammengesetzten Reizen, die sich sowohl in der Frequenzantwortkurve als auch im Reizfolgehistogramm darstellen läßt.

Der Zusammenhang dieses besonderen Antwortverhaltens mit dem Aufbau natürlicher Reize wird unter Berücksichtigung von Verhaltensversuchen diskutiert.

Literaturverzeichnis

- 1) Aitkin, L.M., C.W. Dunlop and W.R. Webster: Click-evoked response patterns of single units in the medial geniculate body of the cat. *J. Neurophysiol.* 29, 109-123 (1966)
- 2) Aitkin, L.M. and C.W. Dunlop: Interplay of excitation and inhibition in the cat medial geniculate body. *J. Neurophysiol.* 31, 44-61 (1968)
- 3) Aitkin, L.M. and C.W. Dunlop: Inhibition in the medial geniculate body of the cat. *Exp.Brain Res.* 7, 68-83 (1969)
- 4) Aitkin, L.M., D.J. Anderson and J.F. Brugge: Tonotopic organisation and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat. *J. Neurophysiol.* 33, 421-440 (1970)
- 5) Altman, J.A., Syka J. and G.N. Shmigidina: Neuronal activity in the medial geniculate body of the cat during monaural and binaural stimulation. *Exp.Brain.Res.* 10, 81-93 (1970)
- 6) Anderson, D.J., J.E. Rose, J.E. Hind and J.F. Brugge: Temporal position of discharge in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: Frequency and intensity effects. *J.Acoust.Soc.Amer.* 49, 1131-1139 (1971)
- 7) Arthur, R.M., R.R. Pfeiffer and N. Suga: Properties of two-tone inhibition in primary auditory neurones. *J. Physiol.* 212, 593-609 (1971)
- 8) Boudreau, C.J. and C. Tsuchitani: Binaural interaction in the cat superior olive S - segment. *J. Neurophysiol.* 31, 442-454 (1968)
- 9) Brugge, J.F., D.J. Anderson, J.E. Hind and J.E. Rose: Time structure of discharges in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds. *J. Neurophysiol.* 32, 386-407 (1969)
- 10) Brugge, J.F., N.A. Dubrovsky, L.M. Aitkin and D.J. Anderson: Sensitivity of single neurons in auditory cortex of cat to binaural tonal stimulation; effects of varying interaural time and intensity. *J. Neurophysiol.* 32, 1005-1024 (1969)
- 11) Brugge, J.F., D.J. Anderson and L.M. Aitkin: Response of neurones in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation. *J. Neurophysiol.* 33, 441-458 (1970)
- 12) Butler, R.A., I.T. Diamond and W.D. Neff: Role of auditory cortex in discrimination of changes in frequency. *J. Neurophysiol.* 20, 108-120 (1957)
- 13) David, E., P. Finkenzyler, S. Kallert and W.D. Keidel: Beiträge höherer Hörbahnanteile der Katze zur Mustererkennung. In: Zeichenerkennung durch biologische und technische Systeme, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1971

- 14) David, E., P. Finkenzerler, S. Kallert und W.D. Keidel: Die mit Mikroelektroden ableitbare Reaktion einzelner Elemente des colliculus inferior und des corpus geniculatum mediale auf akustische Reize verschiedener Form und verschiedener Intensität. Pflügers Arch. ges. Physiol. 299, 83-93 (1968)
- 15) David, E., P. Finkenzerler, S. Kallert und W.D. Keidel: Reizfrequenzkorrelierte "untersetzte" neuronale Entladungsperiodizität im colliculus inferior und im corpus geniculatum mediale. Pflügers Arch. ges. Physiol. 309, 11-20 (1969)
- 16) Diamond, I.T. and W.D. Neff: Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns. J. Neurophysiol. 20, 300-315 (1957)
- 17) Dunlop, C.W., D.J. Itzkowic and L.M. Aitkin: Tone-burst response of single units in the cat medial geniculate body. Brain Res. 16, 149-164 (1969)
- 18) Erulkar, S.D., R.A. Butler and G.L. Gerstein: Excitation and inhibition in cochlear nucleus. II. Frequency modulated tones. J. Neurophysiol. 31, 537-548 (1968)
- 19) Evans, E.F.: Upper and lower levels of the auditory system: a contrast of structure and function. In: Neural Networks, pp. 24-33, (Caianiello, E.R., Ed.), Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1968
- 20) Evans, E.F.: Narrow "tuning" of cochlear nerve fibre responses in the guinea pig. J. Physiol. (Lond.) 206, 14-15 (1970)
- 21) Evans, E.F.: Central mechanisms relevant to the neural analysis of simple and complex sounds. In: Zeichenerkennung durch biologische und technische Systeme, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1971
- 22) Evans, E.F. and I.C. Whitfield: Classification of responses in the auditory cortex of the unanaesthetized and unrestrained cat. J. Physiol. 171, 476-493 (1964)
- 23) Flanagan, J.L.: Speech analysis synthesis and perception. In: Kommunikation und Kybernetik in Einzeldarstellungen Bd. 3, Hrsg. H. Wolter und W.D. Keidel, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1965
- 24) Galambos, R.: Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. III. Response to pure tones. J. Neurophysiol. 15, 381-400 (1952)
- 25) Galambos, R. and H. Davis: The response of single auditory nerve fibers to acoustic stimulation. J. Neurophysiol. 6, 39-57 (1943)
- 26) Galambos, R., J. Schwartzkopff and A. Rupert: Microelectrode study of superior olivary nuclei. Am. J. Physiol. 197, 527-536 (1959)
- 27) Geisler, C.D., W.S. Rhode and D.W. Hazelton: Responses of inferior colliculus neurons in the cat to binaural acoustic stimuli having wide-band spectra. J. Neurophysiol. 32 960-974 (1969)

- 28) Gerstein, G.L., R.A. Butler and S.D. Erulkar: Excitation and inhibition in cochlear nucleus. I. Tone burst stimulation. *J. Neurophysiol.* 31, 526-536 (1968)
- 29) Goblick, T.J. jr. and R.R. Pfeiffer: Time domain measurements in cochlear non-linearities using combination click stimuli. *J. Acoust. Soc. Am.* 46, 924-938 (1969)
- 30) Goldberg, J.M., O.H. Adrian and F.D. Smith: Response of neurons of the superior olivary complex of the cat to acoustic stimuli of long duration. *J. Neurophysiol.* 27, 706-749 (1964)
- 31) Goldberg J.M. and D.D. Greenwood: Response of neurones of the dorsal and posteroventral cochlear nuclei of the cat to acoustic stimuli of long duration. *J. Neurophysiol.* 29, 72-93 (1966)
- 32) Goldberg, J.M. and P.B. Brown: Functional organization of the dog superior olivary complex: An anatomical and electrophysiological study. *J. Neurophysiol.* 31, 639-656 (1968)
- 33) Greenwood, D.D. and N. Maruyama: Excitatory and inhibitory response areas of auditory neurons in the cochlear nucleus. *J. Neurophysiol.* 28, 863-892 (1965)
- 34) Gross, N.B. and W.R. Thurlow: Microelectrode studies of neural activity of cat. II. Medial geniculate body. *J. Neurophysiol.* 14, 409-422 (1951)
- 35) Gutmann, W.: Zur Befestigung von Versuchstieren in stereotaktischen Geräten. (In Vorbereitung)
- 36) Hall, J.L.: Binaural interaction in the accessory superior olivary nucleus of the cat. *Tech. Rept. 416*, Research Laboratory of Electronics, M.I.T., Cambridge, Mass. (1964)
- 37) Hall, J.L.: Binaural interaction in the accessory superior olivary nucleus of the cat. *J. Acoust. Am.* 37, 814-823 (1965)
- 38) Helmholtz, H.L.F.: Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 1863
- 39) Hilali, S. and I.C. Whitfield: Responses of the trapezoid body to acoustic stimulation with pure tones. *J. Physiol.* 122, 158-171 (1953)
- 40) Hind, J.E., J.E. Rose, J.F. Brugge and D.J. Anderson: Two-tone masking effects in squirrel monkey auditory nerve fibers. In: Frequency analysis and periodicity detection in hearing. Eds. R. Plomp and G.F. Smoorenburg, Sijthoff - Leiden 1970
- 41) Hind, J.E., D.J. Anderson, J.F. Brugge and J.E. Rose: Coding of information pertaining to paired low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 30, 796-816 (1967)
- 42) Hind, J.E.: Unit activity in the auditory cortex. In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems. Ed. G.L. Rasmussen, W.F. Windle, Springfield - Thomas 1960

- 43) Kallert, S., E. David, P. Finkenzyeller und W.D. Keidel:
Two different neuronal discharge periodicities in the
acoustical channel. In: Frequency analysis and periodicity
detection in hearing. Eds. R. Plomp and G.F. Smoorenburg,
Sijthoff - Leiden 1970
- 44) Katsuki, Y.: Integrative organization in the thalamic and
cortical auditory centers. In: Symposium on the Thalamus.
Eds. D. Purpura and M.D. Yahr, New York, Columbia Univ,
Press 1966
- 45) Katsuki, Y., T. Sumi, H. Uchiyama and T. Watanabe: Electric
responses of auditory neurons in cat to sound stimulation.
J. Neurophysiol. 21, 569 - 588 (1958)
- 46) Katsuki, Y., T. Watanabe and N. Maruyama: Activity of audi-
tory neurons in upper levels of brain of cat.
J. Neurophysiol. 22, 343 - 359
- 47) Keidel, W.D.: Anatomie und Elektrophysiologie der zentralen
akustischen Bahnen. In: Hals-Nasen-Ohrenheilkunde, ein
kurzgefaßtes Handbuch in 3 Bd., Bd. III/3, Hrsg. Berendes-
Link-Zöllner, Thieme Stuttgart 1966
- 48) Keidel, W.D.: Determinierte und zufällige Elementarfunktionen
des menschlichen Gehirns. In: Gesetzmäßigkeit und Zufall
in der Natur. Studien und Ber. der kath. Akademie in Bayern
Bd. 43, Echter-Verlag Würzburg 1967
- 49) Keidel, W.D.: Neuere Ergebnisse der akustischen Informations-
verarbeitung. Erg. Exp. Med. 3, 167 - 193 (1969)
- 50) Keidel, W.D.: Informationsphysiologische Aspekte des Hörens.
Studium Generale, 22, 49 - 82 (1969)
- 51) Keidel, W.D.: Optische und akustische Zeichenerkennung beim
Menschen. Naturwissenschaftliche Rundschau 23, 491-498 (1970)
- 52) Keidel, W.D.: Information processing in the higher parts of
the auditory pathway. Vortrag, XXV. International Congress
of Physiological Sciences, München 1971
- 53) Keidel, W.D., G. Breuing und H.P. Wigand: Zur Frage der inter-
modalen Gleichzeitigkeitsempfindung, ein Beitrag zur Messung
des "physiologischen Augenblicks". Annals Academiae Scientia-
rum Fennicae, Series A, V. Medica 143, 3-8 (1969)
- 54) Kiang, N. Y-S.: Discharge patterns of single fibers in the
cat's auditory nerve. Cambridge, Mass. M.I.T. Press 1965
- 55) Kiang, N. Y-S., M.B. Sachs and W.T. Peake: Shapes of tuning
curves for single auditory nerve fibers.
J. Acoust. Soc. Am. 42, 1341-1342 (1967)
- 56) Lavine, R.A.: Phase-locking in response of single neurons in
cochlear nuclear complex of the cat to low-frequency tonal
stimuli. J. Neurophysiol. 34, 467-483 (1971)
- 57) Mast, T.E.: Binaural interaction and contralateral inhibition
in dorsal cochlear nucleus of the chinchilla.
J. Neurophysiol. 33, 108-115 (1970)

- 58) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to pure tones. *Acta physiol.scand.* 75, 530-541 (1969)
- 59) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to sweep tones. *Acta physiol.scand.* 76, 503-512 (1969)
- 60) Møller, A.R.: Unit responses in the rat cochlear nucleus to tones of rapidly varying frequency and amplitude. *Acta physiol.scand.* 81, 540-556 (1971)
- 61) Møller, A.R.: Studies of the damped oscillatory response of the auditory frequency analyser. *Acta physiol. scand.* 78, 299-314 (1970)
- 62) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to noise and tones. *Acta physiol.scand.* 78, 289-298 (1970)
- 63) Møller, A.R.: Periodicity coding in the peripheral auditory system. In: *Excitatory Synaptic Mechanisms, Proceeding of the Fifth International Meeting of Neurobiologists*; Eds. P. Andersen and J.K.S. Jansen, Oslo 1970
- 64) Moushegian, G., A.L. Rupert and R. Galambos: Microelectrode study of ventral cochlear nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.* 25, 514-529 (1962)
- 65) Moushegian, G., A.L. Rupert and T.L. Langford: Stimulus coding by medial superior olivary neurons. *J. Neurophysiol.* 30, 1239-1261 (1967)
- 66) Moushegian, G. and A.L. Rupert: Response diversity of neurons in ventral cochlear nucleus of kangaroo rat to low-frequency tones. *J. Neurophysiol.* 33, 351-364 (1970)
- 67) Nastuk, W.L.: Physical techniques in biological research. Vol. V: *Electrophysiological methods part A*. New York - London: Academic Press 1964
- 68) Neff, W.D.: Neural Mechanisms of Auditory Discrimination. In: *Sensory Communication*, Ed. W.A. Rosenblith, Cambridge, Mass. M.I.T. Press 1959
- 69) Nelson, P.G., S.D. Erulkar and J.S. Bryan: Responses of units of the inferior colliculus to time-varying acoustic stimuli. *J. Neurophysiol.* 29, 834-860 (1966)
- 70) Nomoto, M., N. Suga and Y. Katsuki: Discharge pattern and inhibition of primary auditory nerve fibers in the monkey. *J. Neurophysiol.* 27, 768-787 (1964)
- 71) Pfeiffer, R.R.: Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: tone-burst stimulation. *Exp. Brain Res.* 1, 220-235 (1966)
- 72) Rose, J.E.: Discharges of single fibers in the mammalian auditory nerv. In: *Frequency analysis and periodicity detection in hearing*. Eds. R. Plomp and G.F. Smoorenburg, Sijthoff - Leiden 1970
- 73) Rose, J.E., D.D. Greenwood, J.M. Goldberg and J.E. Hind: Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the rat. I. Tonotopical organisation, relation of spike counts to tone intensity and firing patterns of single elements. *J. Neurophysiol.* 26, 294-320 (1963)

- 74) Rose, J.E., N.B. Gross, C.D. Geisler and J.E. Hind: Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localisation of sound source. *J. Neurophysiol.* 29, 288-314 (1966)
- 75) Rose, J.E., J.F. Brugge, D.J. Anderson and J.E. Hind: Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 30, 769-793 (1967)
- 76) Rose, J.E., R. Galambos and J.R. Hughes: Microelectrode studies of the cochlear nuclei of the cat. *Johns Hopkins. Hosp. Bull.* 104, 211-251 (1959)
- 77) Rose, J.E., J.F. Brugge, D.J. Anderson and J.E. Hind: Patterns of activity in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. In: *Hearing Mechanisms in Vertebrates*, Eds. A.V.S. de Reuck and J. Knight; Churchill - London 1968
- 78) Rose, J.E., J.F. Brugge, D.J. Anderson and J.E. Hind: Some possible neural correlates of combination tones. *J. Neurophysiol.* 32, 402-423 (1969)
- 79) Rose, J.E.: Organisation of frequency sensitive neurones in the cochlear nuclear complex of the cat. In: *Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems*; Ed. G.L. Rasmussen and W.F. Windle, Springfield - Thomas 1960
- 80) Rupert, A., G. Moushegian and M.A. Whitcomb: Superior olivary response patterns to monaural and binaural clicks. *J. Acoust. Soc. Am.* 39, 1069-1076 (1966)
- 81) Rupert, A., G. Moushegian and R. Galambos: Unit responses to sound from auditory nerve of the cat. *J. Neurophysiol.* 26, 449-465 (1963)
- 82) Sachs, M.B.: Stimulus response relation for auditory nerve fibers: two-tone stimuli
- 83) Sachs, M.B. and N. Y-S. Kiang: Two-tone inhibition in auditory nerve fibers. *J. Acoust. Soc. Am.* 43, 1120-1128 (1968)
- 84) Schwartzkopff, J.: Die akustische Lokalisation bei Tieren. *Ergebnisse der Biologie* XXV, 136-176 (1960)
- 85) Simmons, F.B. and J.A. Linehan: Observation on a single auditory nerve fiber over a six week period. *J. Neurophysiol.* 31, 799-805 (1968)
- 86) Starr, A. and R. Britt: Intracellular recordings from cat cochlear nucleus during tone stimulation. *J. Neurophysiol.* 33, 137-147 (1970)
- 87) Tasaki, I.: Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig. *J. Neurophysiol.* 17, 97-122 (1954)

- 88) Tasaki, I., E.H. Polley and F. Orrego: Action potentials from individual elements in cat geniculate and striate cortex. *J. Neurophysiol.* 17, 454-474 (1954)
- 89) Tsuchitani, C. and J.C. Boudreau: Single unit analysis of cat superior S-segment with tonal stimuli. *J. Neurophysiol.* 29, 684-697 (1966)
- 90) Watanabe, T. and Z. Simada: Auditory temporal masking: an electrophysiological study of single neurons in the cat's cochlear nucleus and inferior colliculus. *Jap. J. Physiol.* 21, 537-549 (1971)
- 91) Wepsic, J.G.: Multimodal sensory activation of cells in the magnocellular medial geniculate nucleus. *Exp. Neurol.* 15, 299-318 (1966)
- 92) Whitfield, I.C.: The auditory pathway. Arnold (Publishers) London 1967
- 93) Whitfield, I.C. and E.F. Evans: Responses of auditory cortical neurons to stimuli of changing frequency. *J. Neurophysiol.* 28, 655-672 (1965)
- 94) Winter, P.: Lautäußerungen im Kommunikationssystem von Totenkopffaffen. *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 5, 185-190 (1968)

Meinem hochverehrten Lehrer,
Herrn Prof. Dr. med. Wolf D. K e i d e l danke ich
aufrichtig für die mir gewährte Möglichkeit an seinem
Institut und unter seiner Anleitung auf dem besonders
reizvollen Gebiet der Sinnesphysiologie arbeiten zu
dürfen.

Auch meinen Kollegen, Herrn Dr. med. E. D a v i d
und Herrn Dr. rer. nat. P. F i n k e n z e l l e r,
möchte ich für wertvolle Ratschläge und kollegiale
Unterstützung, ganz besonders für die Überlassung der
Rechenprogramme, herzlich danken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn K. B u r i a n für
die sorgfältige Ausführung der Abbildungen.

Lebensdaten

Siegfried Kallert, geboren am 26.1.1932 in Lüben (Schlesien)
als zweiter Sohn des Reichsbahnobersekretärs Ernst Kallert
und seiner Ehefrau Hedwig Kallert, geb. Hain.

Von 1938 bis 1942 Besuch der Volksschule Gehlberg (Thür.).

Von 1942 bis 1950 Besuch der staatl. Oberschule Suhl.

Am 20. 6. 1950 Reifeprüfung.

Von Sept. 1950 bis Mai 1951 Werkzeugmacherlehre in Suhl.

Von 1951 bis 1957 Angestellter bei der Firma Gelenkwellen-
bau GmbH in Düsseldorf und Essen.

Von 1957 bis 1964 Studium der Physik in Hamburg und Erlangen.

Am 10.6.1964 Haupt-Diplom-Prüfung für Physik in Erlangen.

Von 15.6.1964 bis 15.3.1966 zunächst Angestellter, dann wis-
senschaftlicher Assistent am Institut für Physikalische und
Medizinische Strahlenkunde der Universität Erlangen.

Im Juni 1965 heiratete ich Fräulein Edith Reissinger.

Von 1965 bis 1971 Studium der Medizin in Erlangen.

Am 10.2.1971 Medizinisches Staatsexamen in Erlangen.

Seit 15.3.1966 wissenschaftlicher Assistent am I. Physiolo-
gischen Institut der Universität Erlangen - Nürnberg.



Buchdruckerei Ludwig Müller Erlangen Fahrstraße 5